

泽苔草的花器官发生*

王青锋 陈家宽

(武汉大学生命科学院植物科学系, 武汉 430072)

FLORAL ORGANOGENESIS OF *CALDESIA* *PARNASSIFOLIA* (BASSI EX L.) PARL. (ALISMATACEAE)

Wang Qing-feng Chen Jia-kuan

(Department of Plant Science, College of Life sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China)

Abstract The floral organogenesis of *Caldesia parnassifolia* (Bassi ex L.) Parl. was observed under scanning electron microscope (SEM). The primordia of the floral appendage initiated in trimerous pattern and acropetal succession. Three sepal primordia first initiated on radii spirally, and a whorl of three alternisepalous petal primordia formed nearly simultaneously after the inception of sepal primordia. The petal and stamen primordia initiated separately, and no petal-stamen complex was observed. The three anti-sepalous outer stamens arised after the initiation of petals, the other three inner (anti-petalous) stamens arised subsequently, and the six stamens were arranged in one whorl at subsequent stages of development, but still anti-sepalous and anti-petalous separately. The first whorl of 3 pistil (carpel) primordia originated opposite the sepal primordia, while subsequent pistil primordia formed rapidly in alternation with the preceeding ones, each whorl with 1~3 pistils. The significance of the spiral, acropetal development of corolla is discussed.

Key words *Caldesia parnassifolia*; Floral organogenesis

摘要 本文用扫描电镜观察了泽苔草的花器官发生过程, 观察结果表明: 花萼以螺旋状方式向心发生, 花瓣以接近轮状方式近同时发生, 不存在花瓣雄蕊复合原基。雄蕊和心皮均以轮状向心方式发生, 6枚雄蕊分两轮分别在对萼和对瓣的位置先后发生, 至发育的后期排成一轮, 但仍分别处于对萼和对瓣的位置; 随后发生的第一轮3个心皮原基与3枚萼片相对, 第二、三轮心皮原基分别为1~3个, 与前一轮心皮相间排列向心发生。本文首次揭示了泽苔草花被的外轮3个萼片螺旋状发生方式, 这种螺旋状方式很可能是泽泻科植物的花部结构在进化过程中适应环境而保留下来的一种较原始的叶性特征。

关键词 泽苔草; 花器官发生

泽泻科 Alismataceae 是单子叶植物离生心皮类中最重要的代表类群之一, 长期以来一直受到植物系统学家的关注。Takhtajan(1987)和 Cronquist(1981)在其各自的分类系

* 国家自然科学基金资助项目。

1996-08-15 收稿。

统中均将包含泽泻科的泽泻超目 *Alismatiflorae* 或泽泻亚纲 *Alismatidae* 作为单子叶植物的开端群; Hutchinson(1973)则认为泽泻科与双子叶植物离生心皮类中的毛茛科 *Ranunculaceae* 有较近的亲缘关系,并认为毛茛泽泻属 *Ranalisma* 很可能是联系二者的“桥梁”。

从 70 年代开始,国外学者先后对泽泻科中心皮成单轮排列(如泽泻属 *Alisma*)和心皮聚集成头状(如慈菇属 *Sagittaria*、刺果泽泻属 *Echinodorus* 和毛茛泽泻属)这两类花的花器官发生和发育过程进行了观察,观察结果表明:这两类花的花器官均以三基数、轮状向心的方式发生和发育,未观察到双子叶植物毛茛类的花器官发育过程中具有的螺旋状向心方式(Charlton, 1991; Sattler *et al.* 1978; Singh *et al.*, 1977, 1973, 1972)。Sattler 和 Singh(1978)根据对 *Alisma trivale*、*Echinodorus amazonicus*、*Sagittaria cuneata* 和 *S. latifolia* 等的观察结果指出,泽泻科植物的花器官发生和发育过程中除了具有三基数、轮状、向心等特点外,还会出现一个花瓣-雄蕊复合原基阶段,每个复合原基分别产生一枚花瓣和 2 枚雄蕊。Charlton(1991)在观察了小毛茛泽泻 *Ranalisma humile* 的花部形态发育后认为,花瓣-雄蕊复合原基在小毛茛泽泻的花器官发育过程中是不存在的,而且在花器官发育的后期发生的心皮也并非是按严格的三基数方式发生的,要想揭示泽泻科植物花部结构的发生和发育过程,还需对该科中不同类群植物的花器官发育进行更加深入的研究。

在泽泻科植物中具有多种类型的花部结构,除上述两种类型外,还有一类居于二者之间的过渡类型:雄蕊一轮,心皮 6~20 个排成不规则半球状的两性花(如泽苔草属 *Caldesia*、匍枝泻属 *Luronium* 等)。迄今为止,对这一过渡类型花的形态发生过程的研究尚属空白,本文选择了具这种过渡类型花的代表种泽苔草 *Caldesia parnassifolia* 进行了花器官发生的扫描电镜观察。

1 材料和方法

泽苔草各个发育时期的花芽材料于 1993~1994 年分别取自于湖南江永和武汉大学植物分类研究室栽培水池,经 FAA 固定后转入 70% 乙醇中处理 2~5h,再转入 95% 乙醇中过夜。在解剖镜下小心剥掉苞片、花被(花萼或花瓣)或雄蕊,剥离好的材料经乙醇-乙酸异戊酯系列脱水后采用 CO_2 临界点干燥,用双面胶将材料粘贴于样品台上,喷金镀膜后在 Hitachi S-800 扫描电子显微镜下完成观察和照相。

2 观察结果

2.1 泽苔草发育完全的花部结构 花的最外轮为 3 枚绿色萼片,3 枚白色花瓣位于次轮并与萼片相间排列,萼片和花瓣的排列均呈镊合状;6 枚雄蕊分别与花萼和花瓣对生且排成一轮,心皮 3~10 枚不规则排列于花部中央(图 1)。

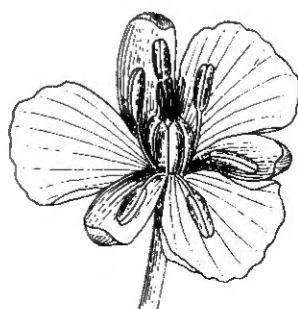


图 1 泽苔草的花部形态结构($\times 6.3$)

Fig.1 The flower of *Caldesia parnassifolia* ($\times 6.3$)

2.2 泽苔草的花器官发生和发育过程 扫描电镜下观察到的结果表明:泽苔草的花器官发育过程中3个花萼原基最早发生,而且为近同时发生(图版1:1,2),从侧面可以看到其螺旋状的排列方式(图版1:3),至后期发育为近轮状排列(图版1:6);3个花萼原基发育到一定程度,在其向心、相间的位置3个花瓣原基开始先后(近同时)发生(图版1:4),但很快即发育为大小近一致的轮状排列(图版1:5)。6个雄蕊原基中的3个在对萼的位置呈轮状近同时发生(图版1:5,6),另外3个雄蕊原基的发生稍稍滞后,但处于对瓣的位置且自成一轮(图版1:7,8),在发育过程中两轮雄蕊逐渐排成近一轮,但仍分别处于对萼和对瓣的位置(图版2:12,15,17)。在花部结构发育过程中处于第五轮位置的是3个心皮原基,它们排成一轮对萼发生(图版1:9、图版2:10),偶尔也可观察到只有一个心皮原基先行发生的情况(图版1:8)。后期发生的心皮原基(第二轮及其以后的心皮原基)呈不规则的轮状排列,分别位于前一轮原基的向心相间位置(图版2:11)。从心皮数目上来看,由于受到发育的时序性和空间的限制,第二轮和第三轮心皮并不再按严格的三基数发生,从而形成了成熟的花具3~9枚心皮的各种情形(图版2:12~18),本文未观察到4轮以上的心皮发生。

3 讨 论

3.1 本文的观察结果表明,在泽苔草花器官发生过程中花被的发生是以螺旋状方式进行的,并逐渐向轮状方式过渡,这种螺旋状发生方式与泽泻科植物叶的发生相同,而实际上包括泽苔草在内的所有泽泻科植物的叶和花被的排列方式也是相同的——均为镊合状排列。由于这种镊合状排列的花被更利于保护花的内部结构,故泽苔草的花被所具有的这种螺旋状发生方式很可能是泽泻科植物在长期进化过程中适应环境而保留下来的一种较原始的叶性特征,遗憾的是其他学者在观察泽泻科植物花的形态发生时大多忽略了这一事实(Sattler & Singh, 1978; Singh & Sattler, 1977, 1973, 1972, Kaul, 1967)。

3.2 在泽苔草的花部形态发生过程中未出现花瓣-雄蕊复合原基,花瓣和雄蕊的发生是非同步的、独立的,这与 Charlton (1991) 在小毛茛泽泻中的观察结果是一致的。由此看来, Sattler & Singh (1978) 的推测是错误的,这种复合原基很可能是泽泻属和慈姑属等类群所特有的,而非泽泻科植物的花部形态发生过程中共有的发育阶段。从另一方面来看,这也反应出泽泻科植物花部形态发生方式及其形态结构的多样性。

3.3 泽苔草的雄蕊群分两轮先后发生,且分别处于对萼和对瓣的位置(图版1:6,7),在成熟的花中6枚雄蕊虽呈近一轮排列,其对萼和对瓣的位置并未改变(图版2:12,13),以往的文献均将泽泻科的雄蕊群发育早期归结为6枚雄蕊成对着生于花瓣基部显然是不准确的(Sattler & Singh, 1978; Posluszny & Charlton, 1993)。

此外, Charlton (1991) 在小毛茛泽泻中观察到的心皮非严格的三基数发生的情况在泽苔草的花器官发生中同样存在,正如前文所述,这是由于花器官发育的时序性和空间的限制造成的。如果空间范围允许,后期发生的心皮仍将遵循每轮均为三基数这一规律, (Singh & Sattler 1973, 1972), 在慈姑属和泽泻属中观察到的结果已经证明了一点。

致谢 本文曾得到了中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室路安民教授和张志耘副

教授的指导,实验过程中还得到了开放实验室的冯旻同学、肖荫厚老师、杨学健老师以及中国科学院昆明植物研究所梁汉兴教授的帮助,孙坤、王玉国同学在修改中给予了协助,作者谨此一并致谢。

参 考 文 献

- Charlton W A, 1991. Studies in the Alismataceae. IX. Development of the flower in *Ranalisma humile*. Can J Bot, 69:2790~2796
- Cronquist A, 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press, 1031~1077
- Hutchinson J, 1973. The Families of Flowering Plants. 3rd ed. Oxford: Clarendon Press, 635~691
- Kaul R B, 1967. Development and vasculature of the flowers of *Lophotocarpa calycinus* and *Sagittaria latifolia* (Alismataceae). Am J Bot 54:914~920
- Posluszny U, Charlton W A, 1993. Evolution of the helobial flower. Aquatic Botany, 44:303~324
- Sattler R, Singh V, 1978. Floral organogenesis of *Echinodorus amaronicus* Rataj and floral construction of the Alismatales. Bot J Linn Soc, 77:141~156
- Singh V, Sattler R, 1972. Floral development of *Alisma triviale*. Can J Bot, 50:619~627
- Singh V, Sattler R, 1973. Nonspiral androecium and gynoecium of *Sagittaria latifolia*. Can J Bot, 51:1093~1095
- Singh V, Sattler R, 1977. Development of the inflorescence and flower of *Sagittaria cuneata*. Can J Bot, 55:1087~1105
- Takhtajan A L, 1987. Systema Magnoliophytorum. Leningrad: Nauka, 439

图版说明 Explanation of Plates

c. 心皮原基和心皮; o. 胚珠; p. 花瓣原基和花瓣; s. 雄蕊原基和雄蕊; se. 萼片原基和萼片。

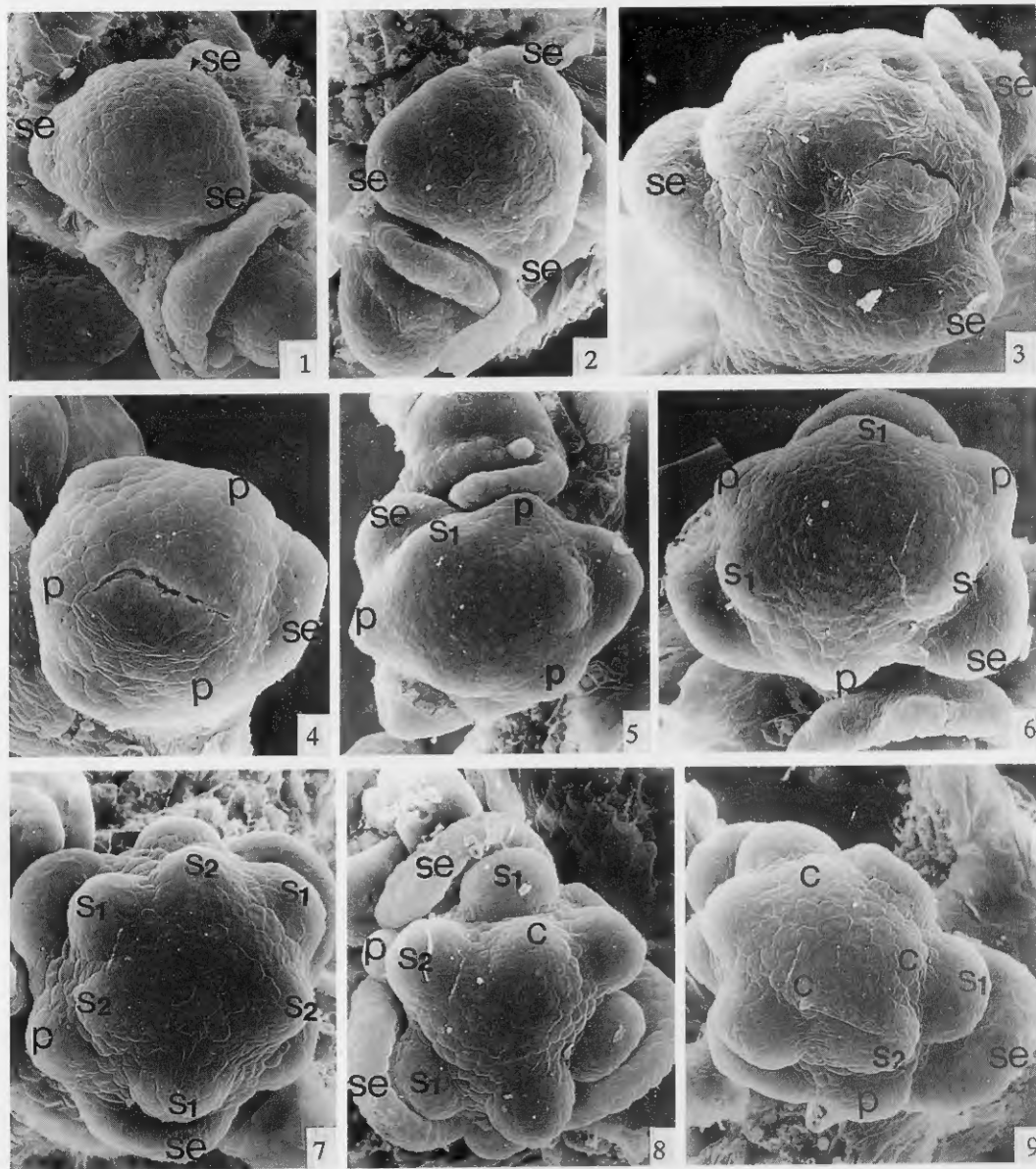
图版 1 1~2. 示不同发育时期的萼片原基×300。3. 示萼片原基的螺旋状排列(侧面观)。4. 示花瓣原基的发生。5~6. 示花瓣原基的发育和第一轮雄蕊原基(S1)的发生。7. 示第二轮雄蕊原基(S2)的发生。8~9. 示心皮原基的发生。(3~9×350)

图版 2 10. 示第一轮心皮原基的发育。11. 示第二轮心皮原基的发生。12. 示具3枚心皮的花以及雄蕊的对萼和对瓣排列。13. 示具4枚心皮的花。14. 示具5枚心皮的花。15. 示具6枚心皮的花及雄蕊和心皮的排列方式。16~18. 分别示具7、8、9枚心皮的花。(10~18. ×350)

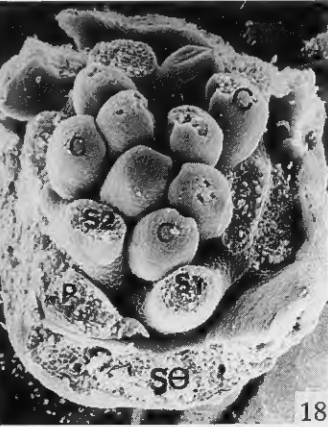
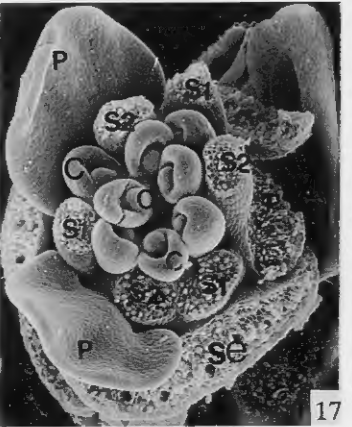
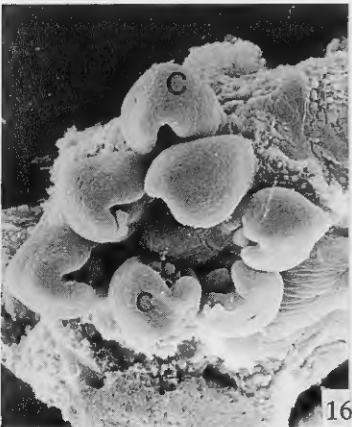
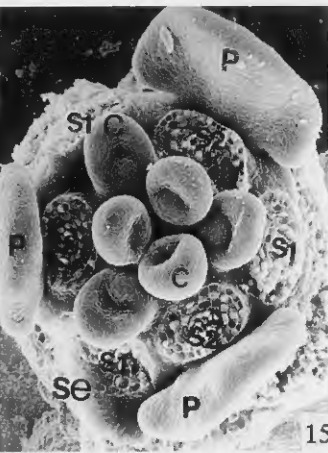
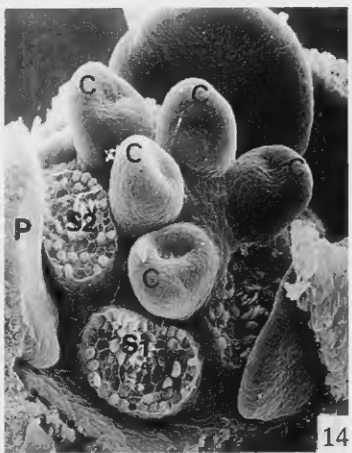
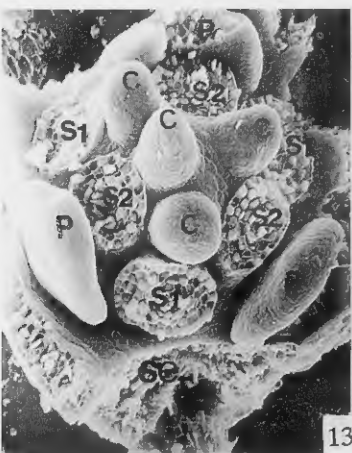
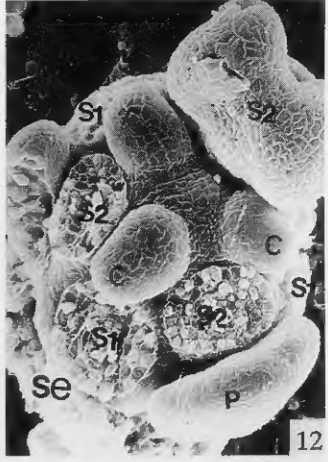
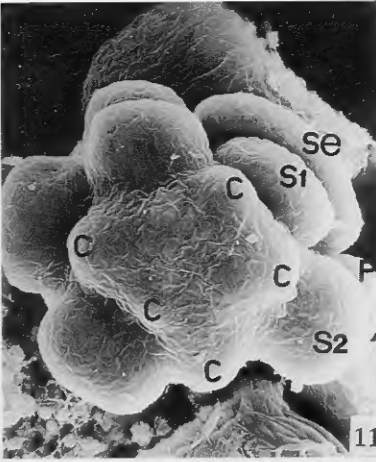
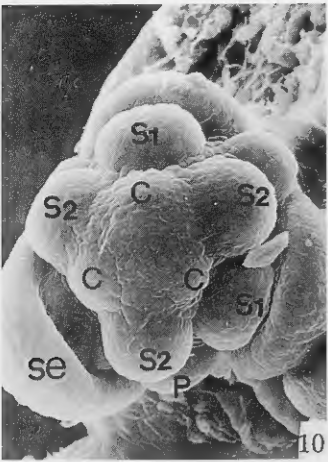
c. Carpel primordium and carpel; o. Ovule; p. Petal primordium and petal; s. Stamen primordium and stamen; se. Sepal primordium and sepal

Plate 1 1~2. Three sepal primordia in different developmental stages. ×300. 3. The spiral arrangement of three sepal primordia (side view). 4. The initiation of petal primordia. 5~6. The development of petal primordia and initiation of the first whorl of stamen primordia (S1). 7. Initiation of the second whorl of primordia (S2). 8~9. Initiation of carpel primordia. (3~9. ×350)

Plate 2 10. The development of the first whorl of carpel primordia. 11. Initiation of the second whorl of carpel primordia. 12. A flower with 3 carpels, also showing the anti-sepalous and anti-petalous arrangement of stamen primordia. 13. A flower with 4 carpels. 14. A flower with 5 carpels. 15. A 6-carpeled flower, also showing the arrangement of stamens and carpels. 16~18. Flowers with 7, 8, 9 carpels separately. (10~18. ×350)



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text